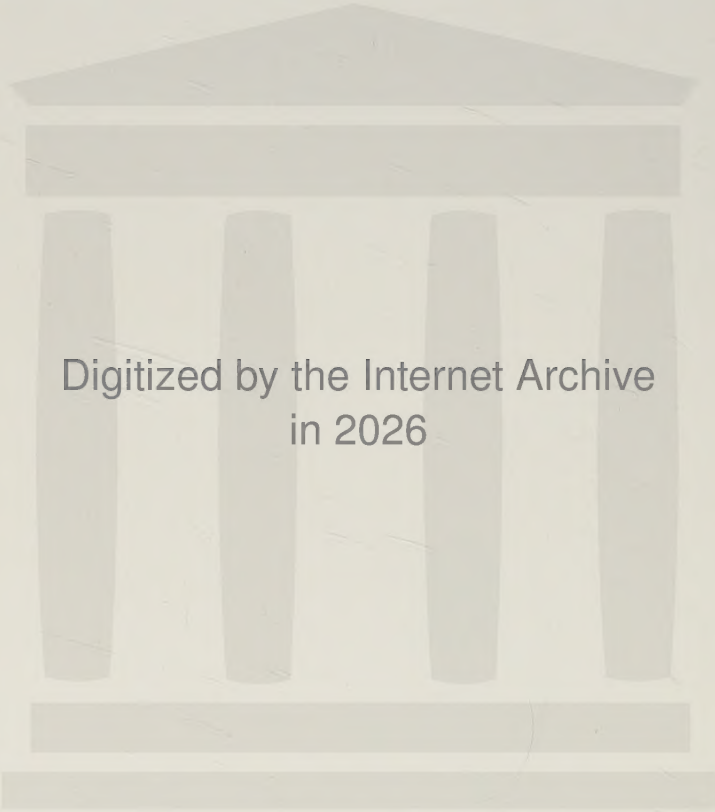


Der Mechanismus der Sollwertverstellung bei der Kursregelung der roten Waldameise

(*Formica polyctena*)

**Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereichs Biologie der Ludwig-Maximilians-
Universität zu München**

vorgelegt von Hans Scharstein aus Wibling
München 1975



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551907_0060

Der Mechanismus der Sollwertverstellung bei der Kursregelung der roten Waldameise

(*Formica polyctena*)

**Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereichs Biologie der Ludwig-Maximilians-
Universität zu München**



vorgelegt von Hans Scharstein aus Wibling
München 1975



1. Berichterstatter: Prof. Dr. H. Autrum

2. Berichterstatter: Dr. F. Zettler

Tag der mündlichen Prüfung: 12. Mai 1975

Mein Dank gilt Dr. H. Mittelstaedt, der die Anregung zu diesem Thema gegeben und mir einen Arbeitsplatz an seinem Institut zur Verfügung gestellt hat. Unterstützt wurde die Arbeit durch ein Stipendium der Stiftung Volkswagenwerk und ein Promotionsstipendium der Max-Planck-Gesellschaft. Beiden Institutionen sei an dieser Stelle gedankt. Allen Kollegen, vor allem Dr. G. Wendler und Dr. E. Kramer, danke ich für ihre Anteilnahme am Fortgang dieser Arbeit.

Inhalt

Einleitung	3
A Material und Methode	5
B Dressur auf verschiedene Sollwinkel im Licht-Schwerkraftversuch	
1) Dressursituation	10
2) Ergebnisse der Drehtendenz- vergleichsmessungen	12
3) Transformation der Werte in Dressurkoordinaten	21
4) Anpassung einer zweigipfligen Kreisverteilung	24
C Dressur auf verschiedene Sollwinkel im 2-Lichter-Versuch	32
D Modell zur Beschreibung der optischen Orientierung	36
E Prüfung des Modells; Dressur auf zwei Lichter	41
Zusammenfassung	42
Literatur	43

Einleitung

Die kausale Erklärung der Kursregelung bei Insekten geht oft von der Annahme aus, daß die Tiere ursprünglich eine bevorzugte Richtung zu äußeren Reizen einhalten; diese Richtung soll reflektorisch gegen Störungen aufrechterhalten werden (Grundorientierung, Basotaxis) (JANDER 1963). Dies gilt auch für den Lichtrückenreflex bei Krebsen (BUDDENBROCK 1914) und bei Fischen (v. HOLST 1950). Hält ein Tier eine von der Grundrichtung abweichende Sollrichtung ein, so muß nach diesen Vorstellungen die dabei auftretende Rückdrehtendenz durch eine zentralnervöse Größe kompensiert werden (Drehkommando, v. HOLST und MITTELSTAEDT 1950; Kompensationstheorie, JANDER 1957).

Eine solche Form der Sollwertverstellung muß dazu führen, daß die Art und Weise, wie eine vom Sollwert abweichende Richtung korrigiert wird, von der Sollrichtung selbst abhängt. Man wird erwarten, daß die am häufigsten eingenommene Lage gleichzeitig am besten eingehalten werden kann. Einen solchen Zusammenhang konnte SCHÖNE (1962) bei *Dytiscus* nachweisen.

Dieser Typ der Sollwertverstellung ist ausreichend, wenn ein Tier willkürlich nur verhältnismäßig kleine Abweichungen von seiner Normallage oder -richtung einnimmt. Ist es aber für ein auf der Ebene oder im Raum frei bewegliches Tier nötig, jeden beliebigen Kurs zu äußeren

Reizen stabil einzuhalten, so wird man nach einem Mechanismus suchen, der dies erlaubt, ohne daß dabei eine bestimmte Richtung bevorzugt wird. Ein solcher Typ der Sollwertverstellung wurde von MITTELSTAEDT (1961,1972) in seiner Bikomponententheorie vorgeschlagen. Diese Theorie beschreibt eine Möglichkeit der Sollwertverstellung, die die oben erwähnten Forderungen ideal erfüllt; dabei geht sie von der Annahme aus, daß die Richtungen eines Tieres zu äußeren Reizen (Licht und Schwerkraft) nicht direkt, sondern als Sinus- und Cosinusfunktionen gemessen werden.

Die vorliegende Arbeit untersucht an der Roten Waldameise das Orientierungsverhalten bei beliebigen andresierten Kursen und versucht, die Frage nach dem zugrundeliegenden Mechanismus zu beantworten.

A Material und Methode

Die Versuchstiere, *Formica polyctena*, wurden zusammen mit Nestmaterial einem Bau in der Umgebung des Institutes entnommen und über einen Zeitraum von nicht ganz zwei Jahren in einem großen Gipsnest bei Tageslicht im natürlichen Rhythmus gehalten. Mit im Nest waren Königinnen, die in beiden Jahren Brut hatten. Gefüttert wurde mit Zuckerwasser und zerkleinerten Mehlwürmern.

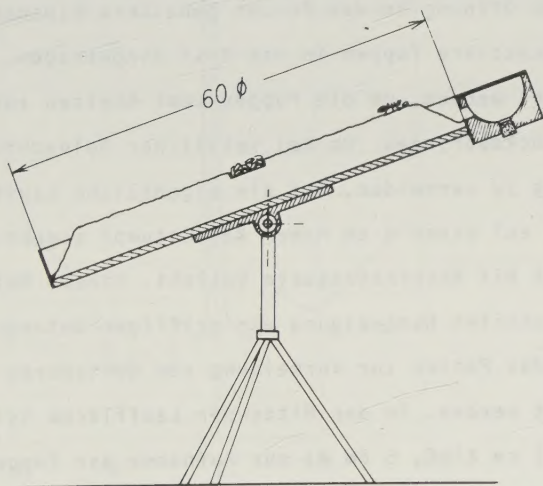


Fig. 1. Versuchsanordnung. Erläuterung siehe Text.

Die Versuchsmethode wurde im wesentlichen von JANDER (1957) übernommen: Die Versuchstiere werden in einer Arena darauf dressiert, Puppen in eine gewünschte Richtung einzutragen. Die Versuchsanordnung ist in Fig. 1 dargestellt. Auf einem Dreibein ist eine um die vertikale Achse drehbare Arena mit 60 cm Durchmesser befestigt; sie kann um eine horizontale Achse in 10^0 -Schritten geneigt werden. Die Arena ist von einem 3 cm hohen, schwarzen Rand umgeben, der mit Paraffin eingefettet ist, um die Ameisen am Verlassen der Arena zu hindern. An einer Stelle des Randes führt eine Öffnung in das feucht gehaltene Gipsnest. Haben die Versuchstiere Puppen in das Nest eingetragen, so kann es geöffnet werden, um die Puppen samt Ameisen zur Arenamitte zurückzubringen. Um bei seitlicher Beleuchtung Schattenbildung zu vermeiden, ist die eigentliche Lauffläche in der Arena auf einem 4 cm hohen Kegelstumpf angebracht. Die Fläche ist mit Rauhfasertapete beklebt. Dieses Material ist auch bei steiler Hangneigung ein griffiger Untergrund, außerdem kann das Papier zur Vermeidung von Duftspuren leicht ausgewechselt werden. In der Mitte der Lauffläche ist eine Vertiefung (1 cm tief, 5 cm $\varnothing$) zur Aufnahme der Puppen vorgesehen.

Der Versuchsraum ist abgedunkelt, als Lichtreiz dient eine 150 W Reflektorlampe in 4 m Abstand. In Fig. 2 ist die Leuchtdichteverteilung im Versuchsraum dargestellt. Gemessen wird vom Mittelpunkt der Arena aus, auf einem Kegel von

15⁰ Höhe über dem Horizont mit einem Leuchtdichtephoto-
meter mit 5⁰ Bildwinkel. Die Lichtquelle liegt auf die-
ser Spur.

Sb

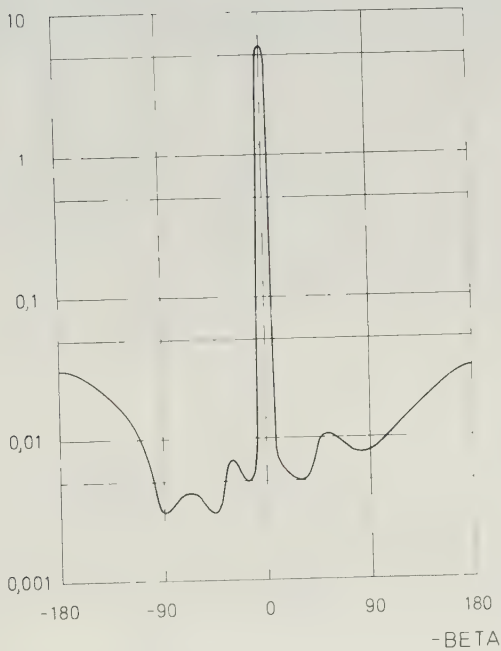


Fig. 2. Leuchtdichteverteilung im Versuchsraum in Stilb.
gemessen mit einem Leuchtdichtephotometer von 5⁰ Bild-
winkel in 15⁰ Höhe über dem Horizont vom Mittelpunkt
der Arena aus.

Laufen die Versuchstiere quer zur Lichtrichtung, so ergibt sich bei 30 cm Weg durch Parallaxe ein maximaler Winkelfehler von $4,5^{\circ}$. Dieser Fehler wurde bei der Auswertung vernachlässigt.

Einen gewünschten Laufwinkel der Tiere zum Licht oder auch zur Schwerkraft erhält man, wenn man die Öffnung zu dem Gipsnest in diese Richtung dreht. Die Ameisen, die bestrebt sind, die Puppen in Sicherheit zu bringen, finden nach einiger Zeit die Öffnung und tragen dort Puppen ein.

Die Registrierung der Laufrichtungen geschieht von Hand. Der Versuchsleiter beobachtet die Ameisen während des Laufes, wobei er darauf achtet, seinen Standort häufig zu wechseln, um keine zusätzlichen Landmarken zu bieten. Jedesmal, wenn eine Ameise puppentragend über den Rand der Arena läuft, wird der Winkel (am Böschungsrand waren 5° -Marken angebracht) in 5° -Klassen notiert.

Dressiert man Ameisen, die unter natürlichen Tageslichtbedingungen leben, auf künstliche Lichtquellen, so zeigt sich manchmal, daß die Tiere die ersten Stunden nicht winkeltreu bleiben, sondern so laufen, als ob die Lampe eine Sonnenwanderung machen würde. Um das zu vermeiden, werden die Versuchstiere mindestens 12 Stunden vor Versuchsbeginn in den Versuchsraum gebracht, wo sie sich an die Dressursituation gewöhnen können.

Zur Untersuchung des Mechanismus, der die Tiere in der andressierten Richtung stabil laufen läßt, wird die "Drehtendenz-Vergleichsmessung" benutzt (KÜHLE 1924, 1929; v. HOLST 1935, SCHÖNE 1950, JANDER 1957, EDRICH 1971).

Trennt man im Experiment die während der Dressur zusammenfallenden Richtungen zweier Reize, so kann man annehmen, daß die in der neuen Situation resultierende Laufrichtung diejenige ist, in der sich die von den beiden Reizen im Tier hervorgerufenen Drehtendenzen gerade aufheben. Das Verhältnis der beiden Winkel, die das Tier in dieser Situation zu den beiden Reizen einnimmt, gibt ein Maß für das Stärkeverhältnis der jeweiligen Drehtendenzen, die die Reize bei diesen Winkeln im Tier auslösen.

Diese Überlegung gilt natürlich nur dann, wenn man sicher ist, daß die momentan gemessene Laufrichtung wirklich stabil ist. Wir nehmen hier aber an, daß der Mittelwert der Einstellungen vieler Tiere eine gute Repräsentation für diese stabile Lage darstellt. Eine Kritik dieser Annahme wird später erfolgen.

B Dressur auf verschiedene Sollwinkel im Licht-Schwerkraftversuch

1) Dressursituation:

Aus Fig. 3 ist die Definition der verwendeten Winkel zu entnehmen. α ist der bei einem Lauf gemessene Winkel zwischen Tier- und Schwerkrafttrichtung, β derjenige zwischen Tier- und Lichttrichtung. Diese Winkel werden vom Tier aus gemessen, nach rechts positiv. γ ist der im Experiment eingestellte Divergenzwinkel zwischen Schwerkraft- und Lichttrichtung, von der Schwerkraft aus gemessen nach rechts positiv.

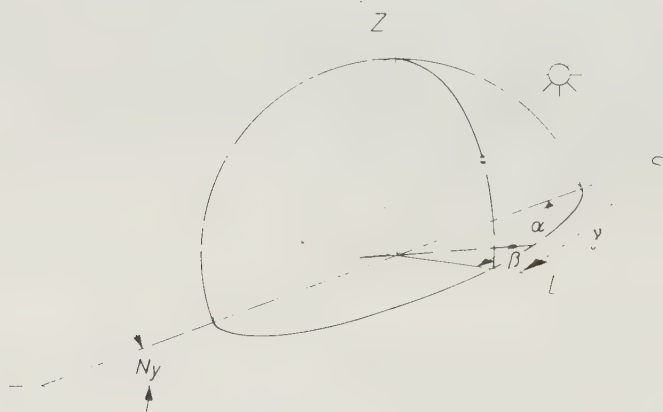


Fig. 3. Definition der auftretenden Winkel und Symbole.
Z: Zenit, S: Projektion des Zenit auf die Lauffläche,
L: Projektion der Lichttrichtung auf die Lauffläche,
Ny: Hangneigungswinkel, γ : Winkel zwischen L und S, von
S aus gerechnet; α : Winkel zwischen Laufrichtung des Tieres
und S, β : Winkel zwischen Laufrichtung des Tieres und L.
Alle Winkel werden nach rechts positiv gerechnet. Es
gilt: $\gamma = \beta - \alpha$

Bei einem fest eingestellten Divergenzwinkel γ muß demnach jede beliebige Laufrichtung eines Tieres so liegen, daß sich α und β vorzeichenrichtig zu γ ergänzen:

$$\beta - \alpha = \gamma$$

Insbesondere ist bei $\gamma = 0^\circ$ immer $\beta = \alpha$. In der Dressursituation der folgenden Versuche liegt stets dieser Sonderfall vor, während der Dressur fällt die Richtung des Lichtes mit der Falllinie zusammen (das Licht kommt von oben). Es wurden sämtliche Sollwinkel zwischen 0° und 360° in 30° Schritten adressiert.

Der Hangneigungswinkel N_y wird während Dressur und Experiment konstant bei 10° belassen.

In der Arena befinden sich bei jedem Versuch etwa 100 Tiere. Davon sind meistens nur wenige (ca. 10 - 20) aktiv am Puppeneintragen beteiligt, die anderen verkriechen sich ins Gipsnest.

Es wäre wünschenswert, Läufe von einzelnen Tieren individuell auszuwerten. Leider ist es in keinem Versuch gelungen, für einen Dressurwinkel die ganze Versuchsreihe mit markierten Tieren durchzumessen, meistens hören solche Ameisen schon nach wenigen Tests auf zu laufen, und stattdessen beteiligen sich andere am Eintragen.

Die im folgenden aufgeführten Messungen enthalten deshalb - bis auf eine Ausnahme am Ende der Arbeit, wo darauf hingewiesen wird - Läufe von nicht gekennzeichneten Tieren, wobei auch mehrere Läufe derselben Tiere mitgezählt werden.

2) Ergebnisse der Drehtendenzvergleichsmessungen.

Zeigt sich bei mehrmaligen Kontrollversuchen, daß die Versuchstiere den gewünschten Dressurwinkel mit konstanter Streuung einhalten, so wird die Drehtendenzvergleichsmessung durchgeführt. Dazu wird bei raumfester Lampenstellung die Arena so weit gedreht, daß die Projektion der Lichtrichtung auf die Arena mit der Richtung des Punktes S (Projektion des Zenit auf die Arena) den Divergenzwinkel γ einnimmt. Aus dieser Situation werden die Richtungen puppen-tragender Ameisen notiert, die Nestöffnung ist dabei verdeckt, um keine neue Dressursituation entstehen zu lassen. Die Ameisen suchen daraufhin am Rand nach der Öffnung, legen aber meist nach kurzer Zeit die Puppen am schwarzen Rand ab. Für jede Einstellung von γ werden 60 - 80 Läufe benutzt, bei schlecht laufenden Tieren jedoch mindestens 40.

Nach einer solchen γ -Einstellung wird jeweils für mindestens 1/2 Stunde die Dressursituation wieder hergestellt, in der ungehindert Puppen eingetragen werden können. Daraufhin kommt der nächste Divergenzwinkel an die Reihe. Die Folge der Einstellungen ist

$$\gamma = 0^0, +45^0, 0^0, -45^0, 0^0, \pm 90^0 \dots \pm 120^0 \dots \pm 150^0, 0^0, 180^0.$$

Die Ergebnisse sind in Fig. 4 - 15 dargestellt. Aufgetragen ist die prozentuale Häufigkeit der gemessenen Winkel in α - β -Koordinaten, eingeteilt in 10^0 -Klassen, um die bei der geringen Anzahl von Werten große Streuung zu glätten. Die

Fläche der Kreise ist proportional der prozentualen Häufigkeit der Läufe in einer Klasse bei einem Divergenzwinkel γ .



Fig. 4 - 15. Einzelndiagramme der Häufigkeit der Richtungs- wahl für alle untersuchten Dressurwinkel, eingeteilt in Klassen von 10^0 . Die Werte sind normiert. Die Fläche der Kreise ist proportional der Häufigkeit der Läufe in einer Klasse bei einem Divergenzwinkel γ . Alle Werte für ein γ liegen auf einer Geraden $\alpha - \beta = - \gamma$. Das unbeschriftet eingetragene Koordinatensystem hat den jeweiligen Dressurwinkel als Ursprung (in Fig. 5-15).

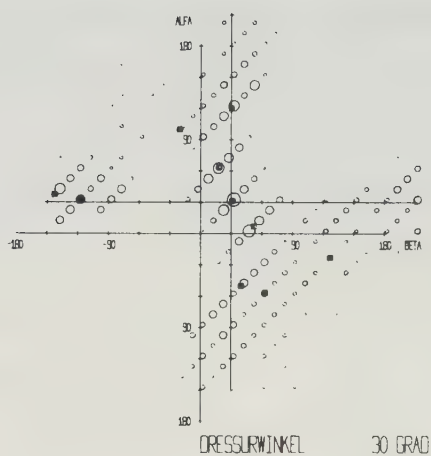


Fig. 5

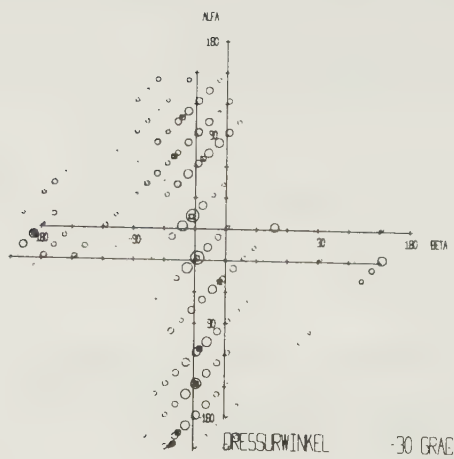


Fig. 6

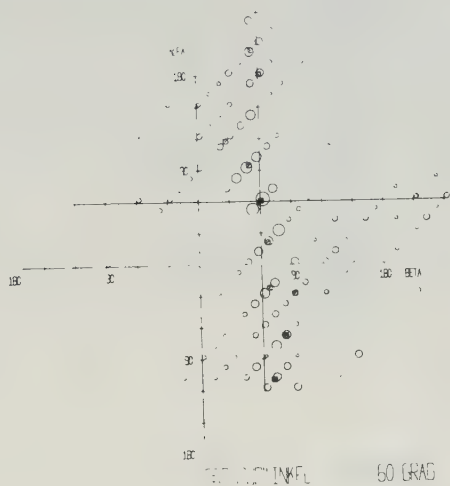


Fig. 7



Fig. 8

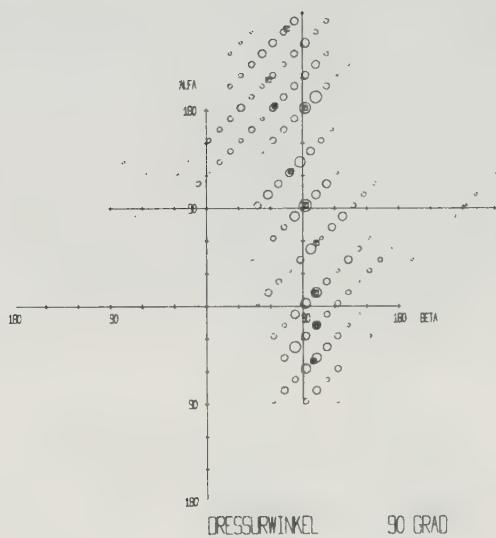


Fig. 9

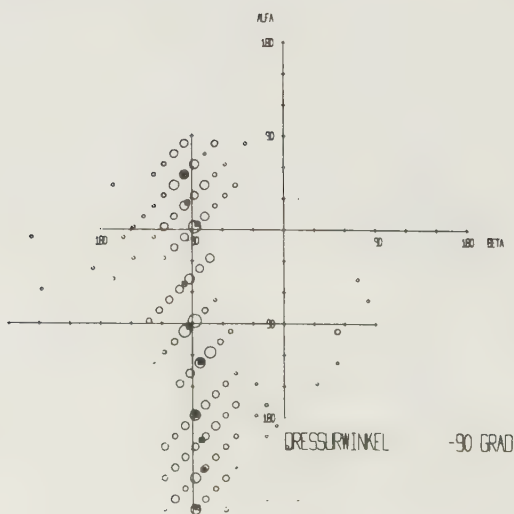


Fig. 10

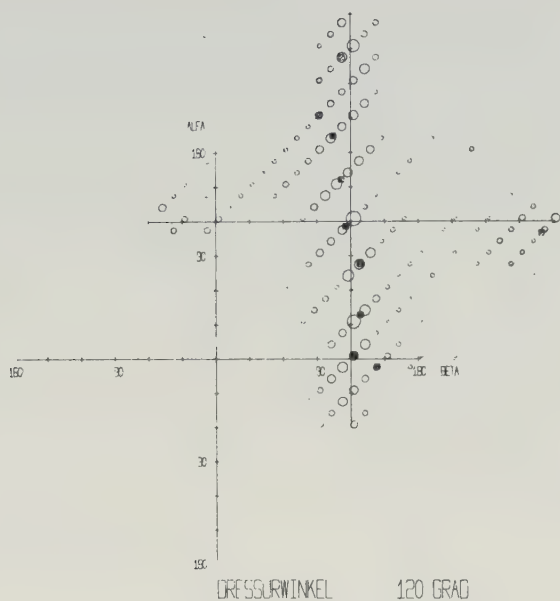


Fig. 11

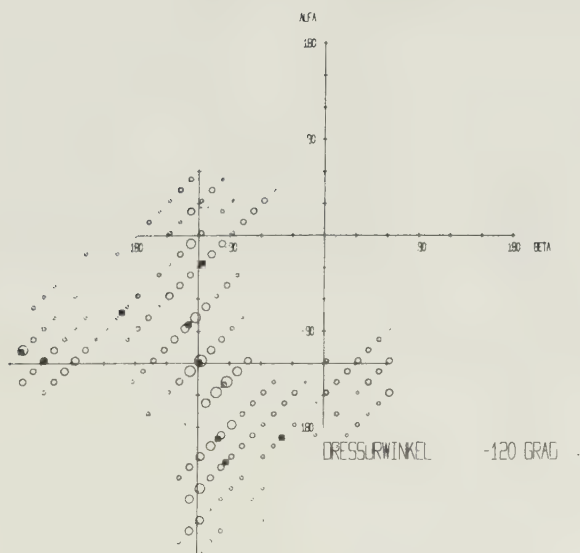


Fig. 12

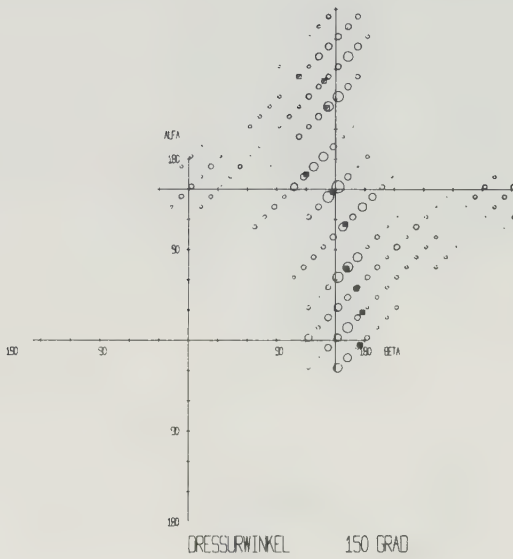


Fig. 13

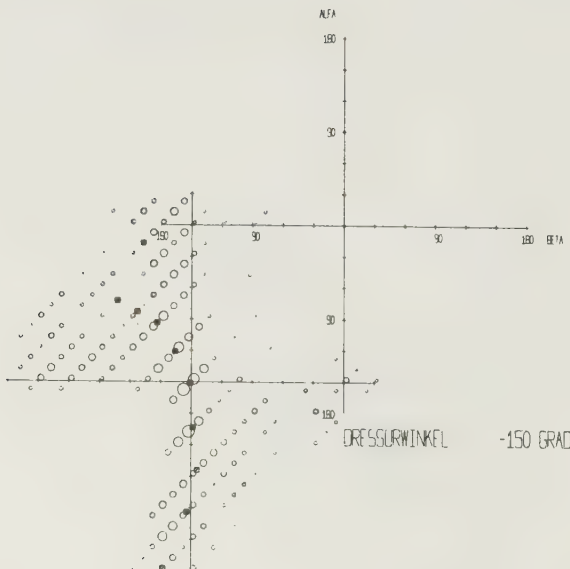


Fig. 14

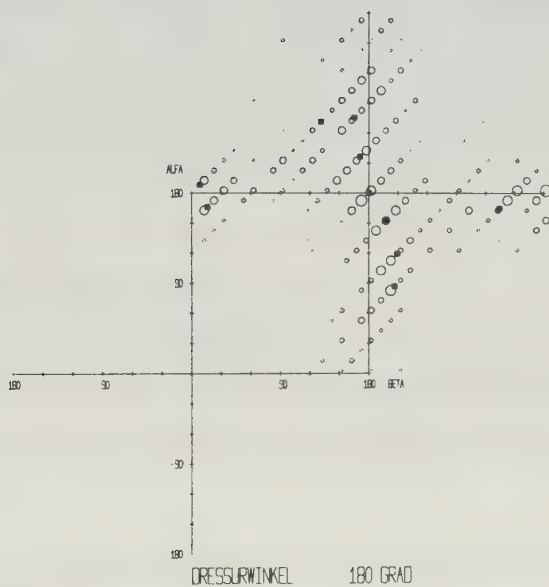


Fig. 15

Zum Verständnis der gewählten Darstellung sind einige Erläuterungen notwendig. Betrachten wir Fig. 4, die Ergebnisse bei einem Dressurwinkel von 0^0 . Die Tiere wurden darauf dressiert, genau auf das Licht zu und nach oben zu laufen, α und β sollten also zu 0 werden. Wie gut das erreicht ist, sehen wir an den Punkten, die auf der 45^0 Geraden durch den Ursprung liegen; alle diese Punkte erfüllen nämlich die Bedingungen $\beta - \alpha = 0^0$. Grundsätzlich gilt für alle diese Diagramme, daß die Punkte, die auf der 45^0 Geraden durch den Ursprung der Koordinatensysteme liegen, Messungen in der Dressursituation ($\gamma = 0^0$, die Reize haben die gleiche Richtung) darstellen. Im ersten Bild also konzentriert sich die Verteilung auf diese Gerade um die α -Werte von 0^0 , gleichzeitig damit um $\beta = 0^0$. Betrachten wir die Punkte auf der nächsten, darunterliegenden 45^0 Geraden, die die Achsen bei $\alpha = -45^0$ und $\beta = 45^0$ schneidet. Das zugehörige γ kann man aus jedem dieser Schnittpunkte berechnen, also entweder

$$\begin{aligned} 0^0 - (-45^0) &= \gamma \\ \text{oder } 45^0 - 0^0 &= \gamma \end{aligned}$$

d.h. γ ist 45^0 , das Licht war 45^0 rechts von der Schwerkrafttrichtung. Die Werte bei einem γ von 45^0 liegen also in der Hauptsache zwischen den beiden Reizrichtungen, wobei negative α (die Schwerkraft liegt links von den Tieren) und positive β (das Licht liegt rechts von den Tieren) miteinander gekoppelt sind.

Bei Dressurwinkeln ungleich 0^0 verschiebt sich das gesamte Bild auf der Winkelhalbierenden zu den jeweiligen Dressurwinkeln hin.

In jedes Diagramm ist unbeschriftet ein Koordinatensystem mit dem Ursprung im jeweiligen Dressurwinkel eingezeichnet. Bezogen auf dieses neue Koordinatensystem kann man für jeden Wert erkennen, bei welcher Abweichung $\Delta\beta$ vom andressierten Lichtkurs durch eine entsprechende Abweichung $\Delta\alpha$ vom andressierten Schwerekurs ein Ausgleich der jeweiligen Drehtendenzen stattfindet.

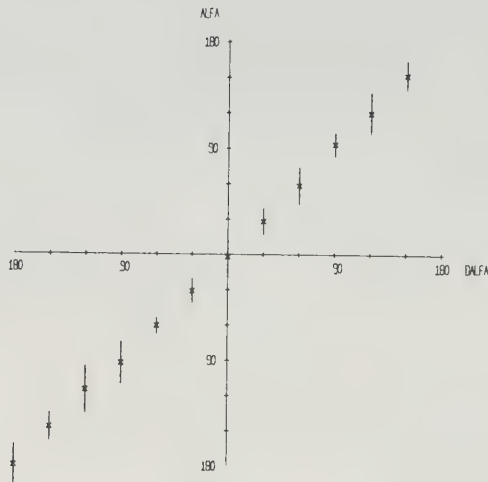
Den Diagrammen ist rein anschaulich kein systematischer Unterschied der Verteilungen, bezogen auf die Dressurrichtungen, zu entnehmen. Leider läßt die zu kleine Zahl der Meßwerte kein mathematisches Verfahren zu, die einzelnen Verteilungen auf signifikante Unterschiede zu prüfen. Wir können jedoch für $\gamma = 0^\circ$ alle Diagramme miteinander vergleichen. Das ist in Fig. 16 und Tab. 1 erfolgt. Aufgetragen ist aus allen Versuchen der vektorielle Mittelwert der Laufrichtungen bei $\gamma = 0$ über der Dressurrichtung. Mit eingetragen ist die Streuung $\pm\sigma$ in Grad, die sich nach BATSCHELET (1965) aus der Länge des mittleren Vektors R wie folgt berechnet:

$$\sigma = \pm\sqrt{2(1-R)} .$$

Man sieht, daß sich alle Richtungen gut dressieren lassen; Mittelwert und Streuung zeigt keine systematischen Abhängigkeiten.

3) Transformation der Werte in Dressur-Koordinaten.

Aus den Fig. 4 - 15 erkennt man, daß bis $\gamma = \pm 90^\circ$ unabhängig vom Dressurwinkel die Verteilung der Läufe eingipflig ist; für größere γ spaltet sie jedoch in eine zweigipflige auf. Die eingetragene mittlere Vektorrichtung verliert dann natürlich ihren Sinn. Insbesondere zeigt sie bei $\gamma = 180^\circ$ nur noch die Gewichtsverteilung zwischen der Gruppe von Tieren, deren Lichtwinkel β und derjenigen, deren Schwerewinkel α gleich dem Dressurwinkel ist.



Dressur- richtung	-180	-150	-120	-90	-60	-30	0	30	60	90	120	150
Mittlere Laufricht.	-179,8	-147	-155,6	-92,6	-60,9	-31,2	-1,8	28,1	58,5	93,2	119,2	151,
Streuung	±17	±12	±20	±18	±7	±11	±18	±11	±16	±10	±18	±12
Anzahl	241	90	81	99	60	121	133	108	84	80	152	95

Fig. 16 und Tab. 1. Vektorieller Mittelwert der Laufrichtungen bei $\gamma = 0^\circ$ aufgetragen über dem Dressurwinkel. Eingetragen ist außerdem die Streuung σ , die sich aus der Länge des mittleren Vektors wie folgt berechnet $\sigma = \pm \sqrt{2(1-R)}$

Wenn wir nun annehmen, daß - bezogen auf die Dressur-
richtung - zwischen den einzelnen Verteilungen wirklich
keine systematischen Unterschiede bestehen, so können
wir sämtliche Werte nach Transformation auf die "Dressur-
koordinaten" α^* , β^* gemeinsam behandeln. Wir erhalten
dann genug Werte, um eine Zweigipfelanpassung vornehmen
zu können.

Die Transformation läßt sich beschreiben

$$\alpha^* = \alpha - \text{Dressurwinkel}$$

$$\beta^* = \beta - \text{Dressurwinkel.}$$

Fig. 17 zeigt die Zusammenfassung aller 12 Versuche in
 α^* , β^* Koordinaten, diesmal eingeteilt in 5° -Klassen.

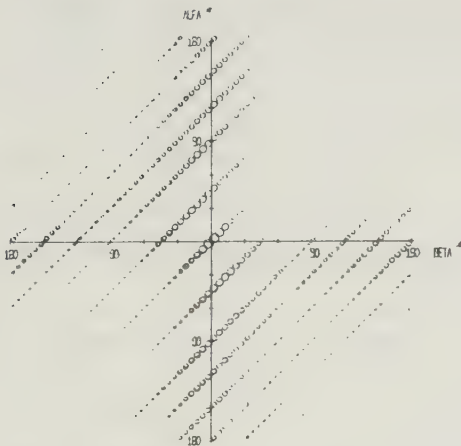


Fig. 17. Alle Versuchsergebnisse, eingeteilt in 5° -Klassen,
in transformierten Koordinaten $\alpha^*\beta^*$. Die Transformation be-
schreibt sich durch $\alpha^* = \alpha - \text{Dressurwinkel}$, $\beta^* = \beta - \text{Dressur-}$
winkel. Sonst wie Fig. 4-15.

4) Anpassung einer zweigipfligen Kreisverteilung.

Um aus der in Fig. 17 dargestellten Häufigkeitsverteilung der Laufwinkel bei verschiedenen Divergenzwinkeln eine mittlere Richtung zu bestimmen, ist es nötig, die Zweigipfligkeit der Verteilungen zu berücksichtigen. Wir machen die Annahme, daß die gemessene Verteilung der Laufwinkel α^* (und damit auch β^*) für jedes γ durch zwei Populationen von Versuchstieren entstanden ist, die Licht- und Schwerkraftreiz unterschiedlich stark bewerten. Durch Anpassung mit einer Summe von zwei normalen Kreisverteilungen soll versucht werden, die kreisstatistischen Parameter für die beiden hypothetischen Populationen zu ermitteln.

Nach BATSCHELET (1965) ist die normale Kreisverteilung definiert durch

$$f(\alpha) = \frac{1}{2\pi I_0(k)} e^{k \cdot \cos(\alpha - \theta)}$$

Dabei beschreibt $f(\alpha)$ die Wahrscheinlichkeitsdichte für das Auftreten eines Ereignisses auf dem Kreisumfang in Abhängigkeit von α .

θ ist der Winkel, um den die Verteilung symmetrisch ist, $I_0(k)$ ist die Besselfunktion Nullter Ordnung des rein imaginären Arguments. Wird eine gemessene Verteilung durch die obige Funktion beschrieben, so bedeutet θ die Richtung des mittleren Vektors, seine Länge R wird beschrieben

durch

$$R = \frac{I_1(k)}{I_0(k)},$$

wobei $I_1(k)$ die Besselfunktion 1. Ordnung des rein imaginären Arguments ist.

Da die Fläche unter der Funktion der Wahrscheinlichkeitsdichte gleich 1 sein muß, ist es notwendig, sie an eine gemessene Verteilung durch Multiplikation mit der Anzahl n der Meßwerte und der Klassenbreite $Klbr$ im Bogenmaß anzugleichen. Damit läßt sich eine eingipflige symmetrische Verteilung beschreiben durch die folgende Funktion

$$H(\alpha) = \frac{n \cdot \text{arc}(klbr)}{2 I_0(k)} e^{k \cos(\alpha - \theta)}$$

Wir machen nun den Ansatz, daß unsere gemessenen Verteilungen sich für jedes γ durch eine Summe von zwei Kreisverteilungen der obigen Art beschreiben lassen.

$$H(\alpha) = \frac{n \cdot \text{arc}(Klbr)}{2} \left[\frac{G}{I_0(k_1)} e^{k_1(\alpha - \theta_1)} + \frac{(1 - G)}{I_0(k_2)} e^{k_2(\alpha - \theta_2)} \right]$$

G ist ein Gewichtungsfaktor, der angibt, welcher Teil der Gesamtanzahl der Meßwerte auf die erste Verteilung entfällt. Damit bleibt $(1-G)$ für die zweite Verteilung.

Die Aufgabe ist nun, diese theoretische Funktion durch Variation der 5 Parameter G , k_1 , k_2 , θ_1 , θ_2 so an die gemessene Verteilung anzupassen, daß ein Qualitätskriterium der Anpassung minimal wird. Als Kriterium habe ich die Summe der Abstandsquadrate gewählt. Diese Aufgabe konnte auf der

institutseigenen IBM 1130 mit dem Gradientenverfahren gelöst werden.

Dabei hat sich gezeigt, daß die Anpassung einer gemessenen Verteilung durch die Summe zweier Normalverteilungen nur dann eindeutig bestimmt ist, wenn entweder die beiden Gipfel nicht zu dicht beieinander liegen oder die Streuungen der beiden Teile sich stark unterscheiden. Ist das nicht der Fall, so ist die gesuchte Funktion durch 5 Parameter überbestimmt; der Gewichtungsfaktor G wird frei wählbar und erst dann liegen die anderen 4 fest.

In Tab. 2 sind die Ergebnisse der Anpassungsrechnung zusammengefaßt. Die Wahl des Gewichtungsfaktors $G = 0,5$ für $|\gamma| \leq 90^\circ$ ist relativ willkürlich; sie ist daran orientiert, daß sich bei $\gamma = 180^\circ$ ziemlich genau die eine Hälfte aller Tiere für $\alpha = 0^\circ$ und die andere für $\beta = 0^\circ$ entscheidet.

Q - ein Maß für die Qualität der Anpassung - bedeutet in Prozent das Verhältnis der Fläche zwischen den sich überschneidenden Kurvenzügen zu der Gesamtfläche unter einer Kurve.

Gamma	-180°	-150°	-120°	-90°	-45°	0°	45°	90°	120°	150°
θ_1	-180,6°	147,6°	115,9°	91,5°	37,2°	-1,5°	-34,5°	-83,0°	-122,6°	-147,4°
κ_1	4,95	6,33	6,59	10,1	13,96	44,54	7,39	14,85	12,79	8,25
R_1	0,892	0,917	0,921	0,949	0,963	0,988	0,929	0,965	0,960	0,937
σ_1	$\pm 26^\circ$	$\pm 23^\circ$	$\pm 23^\circ$	$\pm 18^\circ$	$\pm 15^\circ$	$\pm 8^\circ$	$\pm 21^\circ$	$\pm 15^\circ$	$\pm 16^\circ$	$\pm 20^\circ$
G	0,519	0,549	0,686	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,513	0,583
θ_2	8,5°	-1,3°	11,5°	63,3°	27,7°	0,1°	-29,4°	-75,9°	-75,2°	-4,3°
κ_2	8,64	6,76	5,26	2,70	7,37	10,89	6,65	2,65	1,63	2,61
R_2	0,949	0,923	0,899	0,785	0,929	0,952	0,921	0,789	0,625	0,776
σ_2	$\pm 20^\circ$	$\pm 22^\circ$	$\pm 26^\circ$	$\pm 38^\circ$	$\pm 21^\circ$	$\pm 17^\circ$	$\pm 23^\circ$	$\pm 38^\circ$	$\pm 49^\circ$	$\pm 38^\circ$
1-G	0,481	0,451	0,314	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,488	0,417
Q	26°	22°	20°	12°	7°	7°	8°	13°	15°	20°
n	798	861	774	786	928	1344	930	843	753	833

Tab. 2. Ergebnis der Anpassungsrechnung. Erläuterungen siehe Text.

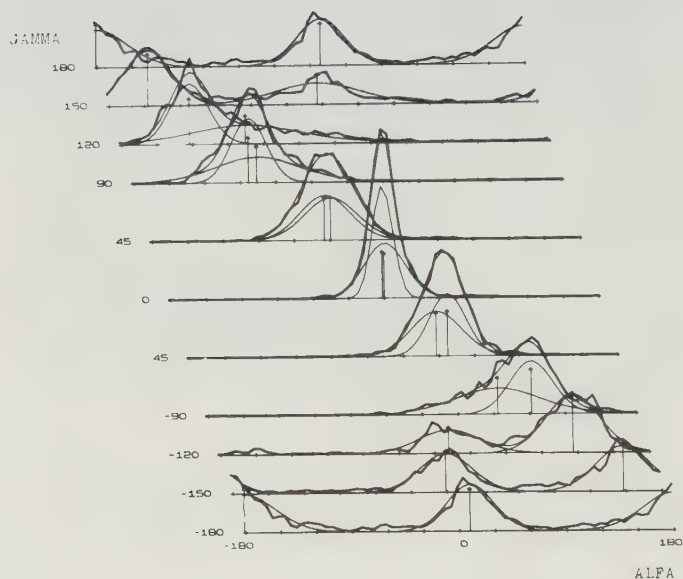


Fig. 18. Ergebnis der Anpassungsrechnung. Dick ausgezogene Kurve: Normierte Häufigkeit der Laufrichtungen α^* aufgetragen über α^* für alle Divergenzwinkel. Dünn eingetragen sind die beiden errechneten normalen Kreisverteilungen und ihre Summenkurve. Die Pfeile geben die mittlere Vektorrichtung an, ihre Länge die Länge des mittleren Vektors multipliziert mit dem Gewichtungsfaktor.

Fig. 18 zeigt graphisch das Ergebnis der Anpassung. Für jeden Divergenzwinkel γ ist die gemessene Häufigkeit der gelaufenen Winkel als dick ausgezogene Kurve aufgetragen. Die Werte sind normiert. Außerdem sind in Fig. 18 noch 3 Kurvenzüge zu sehen: die beiden Einzelkurven aus der Anpassungsrechnung und ihre Summenkurve. Die Pfeile markieren die zu jeder Einzelkurve gehörenden mittleren Vektorrichtungen, ihre Länge ist der Länge der mittleren Vektoren, multipliziert mit den Gewichtungsfaktoren, proportional.

Die hiermit erhaltenen mittleren Vektorrichtungen für die beiden hypothetischen Populationen sind in Fig. 19 in das α^* , β^* Diagramm aus Fig. 17 eingetragen.

Die Darstellung zeigt den Verlauf der Auslenkung der beiden "Populationen" aus ihrer durch Dressur festgelegten Orientierungsrichtung ($\alpha^* = \beta^* = 0$) bei den verschiedenen Divergenzwinkeln. Deutlich wird die unterschiedliche Bewertung der Reizsituation durch die beiden "Populationen": Die eine (durchgezogene) Linie bleibt auch bei immer größer werdendem Winkel zwischen Schwerkraft- und Lichtrichtung nahezu unverändert auf dem ursprünglichen Lichtkurs $\beta^* = 0$. Diese "Population" ist stark lichtorientiert, der zunehmende Winkel α^* zur Schwerkraft übt einen nur geringfügigen Einfluß aus. Anders die zweite "Population" (gestrichelte) Linie. Auch hier ist anfangs ein stärkerer Einfluß des Lichtreizes festzustellen (die Kurve liegt erheblich steiler als 45° , die Tiere werden bei einem Lichtwinkel kleiner als 30° um

mehr als 60° aus der Schwerkrafttrichtung abgelenkt), bei Winkeln $\beta^* > 30^\circ$ nimmt aber der Einfluß der Lichtwirkung schon wieder ab, die Gruppe kehrt mehr und mehr zum ursprünglichen Schwerekurs ($\alpha^* = 0^\circ$) zurück.

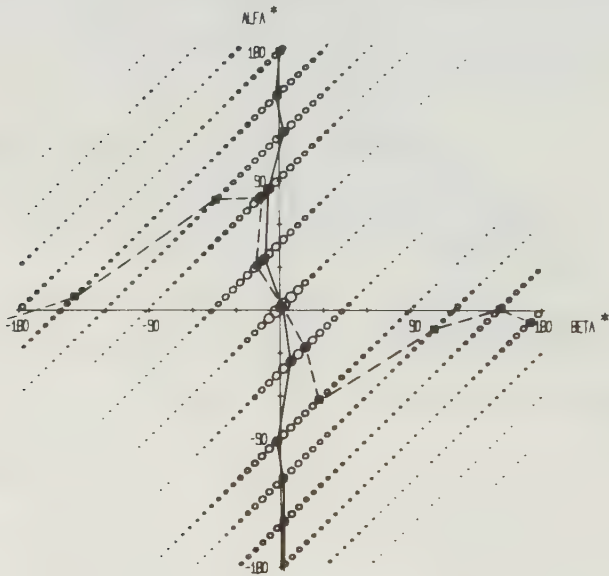


Fig. 19. Richtung der mittleren Vektoren aus Tabelle 2 eingetragen in die Fig. 17. Durchgezogene Kurve: Stark lichtorientierte Gruppe, bei maximalem α^* führt der Kurs auf die Lichtdressurrichtung $\beta^* = 0^\circ$. Gestrichelte Kurve: Schwerkrafthorientierte Gruppe, bei maximalem β^* führt der Kurs auf die Schwerkrafthdressurrichtung $\alpha^* = 0^\circ$. Näheres siehe Text.

Wir können aus dieser Versuchsserie zwei wichtige Ergebnisse festhalten:

1. *Formica polyctena* zeigt keine Unterschiede im Orientierungsverhalten, die vom Dressurwinkel abhängen; jeder Winkel läßt sich gleich gut dressieren.
2. Maximale Auslenkung vom andressierten Schwerekurs durch Lichtreiz erhält man, wenn das Licht etwa 30° von der Sollrichtung abweicht. Bei weiterer Vergrößerung des Lichtwinkels α^* verringert sich der auslenkende Einfluß.

Der erste Punkt verträgt sich nicht mit einer Theorie, die von einer Grundrichtung abweichende Kurse durch additive Überlagerung von Drehtendenzen erklären will; der zweite macht jedoch klar, daß ein Orientierungssystem, wie es in der Bikomponententheorie vorgeschlagen wird - ein System, das genau die gefundene Unabhängigkeit vom Sollwert aufweist - nur mit Veränderungen zur Erklärung der Versuchsergebnisse herangezogen werden kann.

Die Eleganz der MITTELSTAEDT'schen Theorie besteht gerade darin, daß für ein vollkommen funktionierendes System der Kursregelung mit Sollwertverstellung sinus- und cosinusförmige Rezeptorcharakteristiken angenommen werden, eine Vorstellung, die im Bereich der Wirbeltierstatolithen durch Verhaltensversuch (v. HOLST 1950), Neurophysiologie und Anatomie unterstützt wird. Es hat sich nun aber schon seit längerer Zeit auch bei anderen Versuchen gezeigt, daß die Drehtendenzkennlinien bei der Lichtorientierung keineswegs immer sinusförmig aussehen (BRAEMER 1957, REICHARDT 1970, 1972; EDRICH 1971). Die bei optischer Orientierung gemessenen Kennlinien haben meist stark zu kleineren Winkeln hin verschobene Maxima.

C Dressur auf verschiedene Sollwinkel im 2-Lichter-Versuch

In dieser Versuchsserie sollen die in den Licht-Schwerkraft-Versuchen gefundenen Licht-Drehtendenzkurven näher untersucht werden. Dazu wird im ersten Versuch eine Schar von Ameisen auf horizontaler Fläche auf $\beta = 0^\circ$ dressiert. Anschließend werden den Tieren zwei Lampen unter verschiedenen Divergenzwinkeln γ dargeboten.

Fig. 20 zeigt die Laufverteilung der Tiere in dieser Versuchsreihe. Die Werte legen den Schluß nahe, daß die Tiere bis zu einem Winkel $\gamma = 100^\circ$ im Kompromiß laufen und sich erst bei höheren Divergenzwinkeln alternativ für eine der beiden Lichtquellen entscheiden. Dieses Ergebnis wird aber durch die Technik unserer Arenaversuche nur vorgetäuscht. Beobachtet man nämlich ein einzelnes Tier auf seinem Weg bis zum Arenarand, so fällt auf, daß es schon bei wesentlich kleineren γ -Werten abwechselnd zum einen und dann zum anderen Licht läuft. Es behält die jeweils eingeschlagene Richtung jedoch nicht auf der ganzen Strecke bei! Die Tiere entscheiden sich unter diesen Versuchsbedingungen 2 bis 3 mal, die eingeschlagene Richtung zur anderen Lichtquelle hin zu wechseln. Es ist leicht verständlich, daß unter diesen Umständen eine Kompromißeinstellung vorgetäuscht wird, die das Tier selbst nie eingehalten hat. Erst bei größeren Divergenzwinkeln wird die Zweigipfligkeit bei der benutzten Auswertetechnik sichtbar.

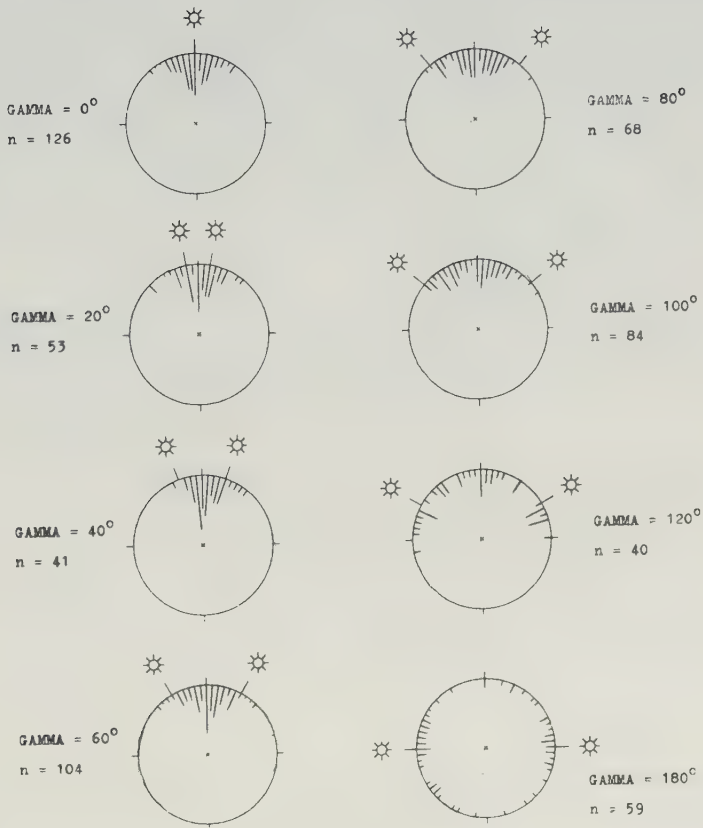


Fig. 20. Laufrichtungen im Zweilichterversuch. Dressur-
winkel $\beta = 0^\circ$. Horizontale Lauffläche. Normierte Werte.

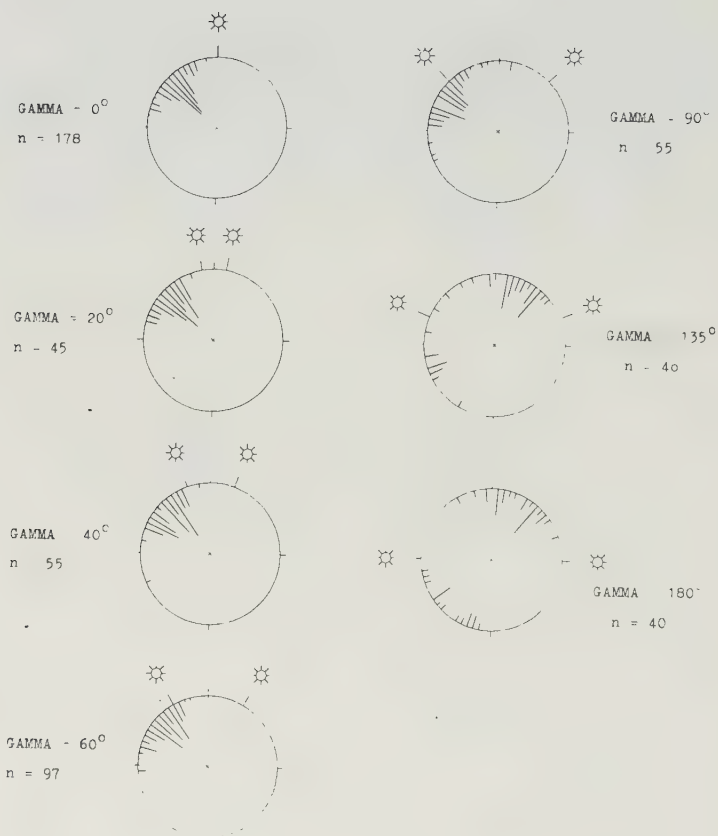


Fig. 21. Laufrichtungen im Zweilichterversuch. Dressurwinkel $\beta = 60^\circ$, sonst wie Fig. 20.

Obwohl es sich also zeigt, daß die Arenaversuche ein sehr ungenaues Werkzeug zur Untersuchung von Drehtendenzkurven sind - nötig wäre die Analyse der gesamten Laufstrecke - wird zur Sicherheit ein zweiter 2-Lichter-Versuch durchgeführt, diesmal bei einem Dressurwinkel $\beta = 60^{\circ}$ (s. Fig. 21). Auch hier tritt die Zweigipfligkeit erst bei $\gamma = 135^{\circ}$ in Erscheinung, obwohl sich die Tiere wieder schon bei wesentlich kleineren Divergenzwinkeln alternativ entschieden.

Der Versuch, der hier fehlt, findet sich bei REICHARDT (1973), allerdings an undressierten Fliegen. Man sieht an den 2- und 3-Streifenexperimenten deutlich, daß die Versuchstiere bei mehreren Lichtreizen zu jedem dieser Reize eine stabile Lage einhalten können, nahezu unbeeinflußt von den noch vorhandenen Streifen.

Wesentliches gemeinsames Merkmal dieser Ergebnisse ist, daß die Helligkeitsverteilung der Umgebung nicht auf einen gemeinsamen Schwerpunkt reduziert wird, bevor das Tier sich in dieser Umgebung orientiert. Eine solche Reduktion würde zwangsläufig erfolgen, wenn jeder einzelne Lichtreiz sinusförmig mit dem Winkel bewertet würde.

Vergleicht man dieses Ergebnis mit der von JANDER (1957) bei *Formica rufa* gemessenen Drehtendenz-Kennlinie im Licht-Schwerkraft-Versuch, so fällt das scheinbar widersprüchliche Ergebnis auf, daß die dort gemessene Kurve recht schön sinusförmig ist. Insbesondere liegt das Maximum der Auslenkung aus dem ursprünglichen Kurs bei einem Lichtwinkel von 90° . Indessen sind die Ausgangssituationen verschieden:

dort wurden undressierte Tiere auf ihre Grundorientierung hin untersucht, hier ging den Experimenten eine Dressur auf eine ganz spezifische Helligkeitsverteilung voraus.

D Modell zur Beschreibung der optischen Orientierung.

Zur Deutung dieser Ergebnisse wurde eine von KRAMER (1973) entwickelte Modellvorstellung zur Erklärung der Duftorientierung von *Apis mellifica* in modifizierter Form auf die optische Orientierung übertragen.

Die folgende Hypothese wurde in Zusammenarbeit mit Dr. E. KRAMER und Dr. W. EDRICH (dessen Experimente mit der Honigbiene (EDRICH 1971, 1972) ganz ähnliches Verhalten seiner Versuchstiere bei Lichtreizen ergaben) entwickelt. Wir sind uns im klaren darüber, daß zum gegenwärtigen Zeitpunkt noch keine Notwendigkeit besteht, eine neue Theorie der optischen Orientierung vorzuschlagen; dazu müßte erst gezeigt werden, daß die bisher in der Literatur genannten Modelle unter keinen Umständen mit den neuen experimentellen Befunden in Einklang zu bringen sind. Das ist nicht der Fall. Unser neues Modell ist jedoch in der Lage, alle bisher bekannten Befunde in einer sehr plausiblen Weise zu erklären, so daß wir uns berechtigt fühlen, sie jetzt schon zur Diskussion zu stellen.

Die Grundidee des Modells ist, daß eine im Experiment gemessene Drehtendenz bei einer bestimmten räumlichen Lage des Tieres zu einem optischen Reiz im Tier nicht aus einer eindimensionalen Größe (z.B. dem Winkel zwischen Tierachse und Helligkeitsschwerpunkt oder Funktionen dieses Winkels) berechnet wird, sondern daß diese Drehtendenz das Ergebnis ist aus der "punktweisen" Verrechnung der Erregung aller Sinneszellen mit einer gespeicherten Erregungsverteilung in

einem von uns geforderten Speicher, der ein genaues strukturelles Abbild des Sinnesorganes ist - in diesem speziellen Fall der Retina. Ein weiteres wichtiges Element ist, daß die gespeicherte Erregungsverteilung im Tier nicht ein für allemal von derselben Gestalt ist, sondern daß sie durch die Versuchsbedingungen modifiziert werden kann.

Konkreter ausgedrückt: Wir nehmen an, in einer Dressursituation sei die Retina unseres Versuchstieres einer ganz bestimmten Erregungsverteilung ausgesetzt, dem Helligkeitsmuster der Umgebung. Dieses Muster sei relativ fest zu den Tierachsen, wenn das Tier längere Zeit einen bestimmten Kurs einhält. Dabei kann eine Repräsentation dieses Erregungsmusters in seiner räumlichen Konfiguration in einen zweidimensionalen Ortswertspeicher übernommen werden. Beim jeweiligen Orientierungsvorgang wird dann der Speicherinhalt Punkt für Punkt mit der momentanen Erregungsverteilung auf der Retina verrechnet.

Hat das Tier die während der Dressur vorhandene Erregungsverteilung unverändert in den Speicher übernommen, so muß beim Orientierungsvorgang dafür gesorgt werden, daß das aktuell gegebene Retinamuster optimal mit dem Speichermuster übereinstimmt. Das kann durch eine Art Korrelation bewirkt werden. Die stabile Laufrichtung wäre dort, wo Speicherinhalt und Retinaerregung maximal korreliert sind. Um das Maximum aufzufinden, wäre das Tier gezwungen, durch laufende "Suchbewegungen" nachzuprüfen, ob diese Richtung maximaler Korrelation noch stimmt.

Eine andere Möglichkeit im Rahmen dieses Modells ist, die Erregungsverteilung räumlich nach dB zu differenzieren, bevor sie in den Speicher übernommen wird. Summiert man dann über die Produkte zwischen momentaner Erregung in den Retinazellen mit den zugehörigen Speicherinhalten, so erhält man eine Größe, die sowohl die Richtung als auch das Ausmaß der Abweichung von der Lage mit maximaler Übereinstimmung zwischen gespeichertem Muster und aktueller Helligkeitsverteilung angibt.

Fig. 22 illustriert schematisch den möglichen Aufbau dieser Vorstellung. In der linken Spalte (A) zeigt R die Erregungsverteilung in den einzelnen Sinneszellen einer als kreisförmig gedachten Retina. Der Pfeil gibt die Richtung der Tierachse in der Dressursituation, L symbolisiert die Lichtrichtung. S ist der zugehörige Speicher; in den der Retina zugeordneten Zellen ist die Helligkeitsverteilung räumlich differenziert gespeichert.

Wird nun im Experiment die Lichtrichtung verstellt (nach links, mittlere Spalte B), so fällt die Stelle maximaler Erregung auf der Retina nicht mehr mit dem Nulldurchgang im Speicher zusammen. Die Summe der Produkte zwischen Retinaerregung und zugehörigem Speicherinhalt ist nicht mehr Null, sondern in diesem Fall positiv. Diese Summe kann nach Vorzeichenumkehr zum Aufbau einer Drehtendenz benutzt werden, die das Tier solange nach links drehen läßt, bis seine Laufrichtung wieder den adressierten Winkel zum Licht einnimmt (Spalte C).

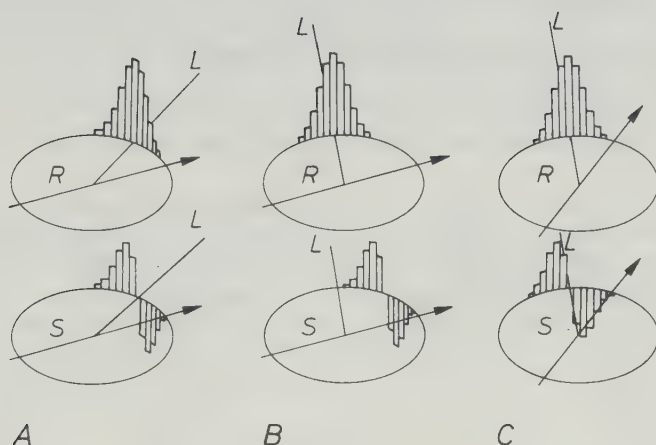


Fig. 22. Schematische Darstellung zum Verständnis des Orientierungsmodells. A) Erregungsverteilung in den Retinazellen R bei Dressur. Der Pfeil gibt die Richtung der Tierlängsachse an, L markiert die Lichtrichtung. Die Erregungsverteilung wird räumlich nach dB differenziert und in den zugehörigen Zellen des Speichers S abgespeichert. Der Nulldurchgang deckt sich mit dem Maximum der Erregungsverteilung in R. B) Die Lichtrichtung ist verdreht worden. Das retinale Erregungsmuster deckt sich nicht mehr mit der Symmetrieachse der tierfesten Speichererregung. C) Das Tier hat seine Laufrichtung geändert, bis die Erregung der Retinazellen wieder symmetrisch zu den Inhalten der zugehörigen Speicherzellen liegt.

Das Modell leistet zweierlei:

1. Eine Dressur auf beliebige Sollwerte,
2. eine starke Modifizierbarkeit der Drehtendenzkurven
durch die Reizverhältnisse bei Dressur und Test.

Da in diesem Modell die Stärke der Drehreaktion gebildet wird aus der Summe der Produkte zwischen der abgespeicherten, differenzierten Retinaerregung und der aktuellen Erregung der zugehörigen Retinazellen, haben sowohl die Intensitätsverhältnisse bei der Dressur als auch die beim Test einen Einfluß auf die Abhängigkeit der Drehreaktion vom Laufwinkel des Tieres. Wurde das Tier, wie in Kap. C beschrieben, auf ein Licht mit dem Ergebnis dressiert, daß die abgespeicherte, differenzierte Helligkeitsverteilung sehr schmal ist, so werden sich bei Darbietung zweier, räumlich genügend getrennter Lichter zwei stabile Laufrichtungen für das Tier ergeben - wie bei REICHARDT's Streifenexperiment (1973); s. auch die bei FRAENKEL und GUNN (1961) unter Telotaxis zusammengestellten Ergebnisse. Wichtig ist allerdings, daß das Modell fordert, daß auch bei großen Winkeln zwischen zwei Lichtreizen immer ein Einfluß beider Reize vorhanden ist, es wird also kein zusätzlicher Mechanismus benötigt, der den anderen Reizeinfluß quasi abschaltet.

Für Tiere, die ohne Dressur auf ihre Lichtreaktion untersucht werden, können wir uns vorstellen, daß es einen "Festspeicher" gibt, der die positive oder negative Phototaxis leistet; der Speicherinhalt ist dabei etwa sinusförmig zu denken.

Nach diesem Modell muß es nun möglich sein, in Umkehrung des Zweilichterversuchs die Versuchstiere auf zwei Lichter unter verschiedenen Richtungen gleichzeitig zu dressieren, bei Test mit einem Reiz müßten dann für das Tier zwei stabile Laufrichtungen entstehen. Dies soll im letzten Experiment geprüft werden.

E Prüfung des Modells: Dressur auf zwei Lichter.

Eine Gruppe von Ameisen wird auf zwei Lichter dressiert. Die Lichter stehen unter $\gamma = 135^\circ$, die Sollrichtung liegt 45° links vom rechten Licht (Fig. 23a).

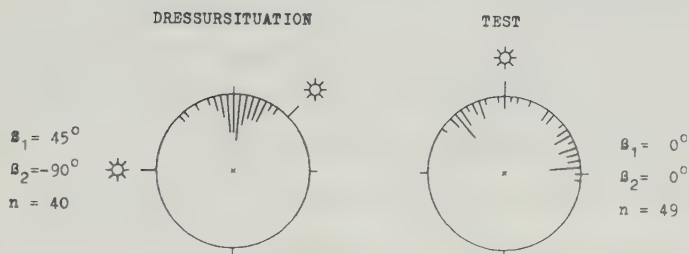


Fig. 23. Laufverteilung bei Dressur auf 2 Lichter.
Erläuterungen siehe Text.

Bietet man den Ameisen statt der zwei Lampen nur eine, so erhält man die Verteilung in Abb. 23b. Diese Verteilung zeigt, daß man tatsächlich durch entsprechende Dressur eine Kennlinie mit zwei stabilen Lagen erzeugen kann. In diesem Versuch waren einige Ameisen markiert, und es zeigte sich, daß ein- und dasselbe Tier mehrere Male sowohl in die eine, als auch in die andere Richtung lief.

Zusammenfassung

1. Es war möglich, *Formica polyctena* bei Vorhandensein von Licht- und Schwerkraftreiz auf alle untersuchten Sollwinkel zwischen 0^0 und 360^0 gleich gut zu dressieren.
2. Die Streuung der Laufrichtungen in der Dressursituation ($\gamma = 0^0$) zeigte keine systematische Abhängigkeit vom Dressurwinkel.
3. Aus der Verteilung der Laufrichtungen bei der Drehtendenz-Vergleichsmessung konnten keine vom Dressurwinkel abhängigen Veränderungen gefolgert werden.
4. Die zusammengefaßten Ergebnisse aller Versuche nach Koordinatentransformation um den jeweiligen Dressurwinkel wurden für jeden Divergenzwinkel durch eine Summe aus zwei Kreisverteilungen angepaßt und damit die mittleren Richtungen der einzelnen Teilverteilungen mit zugehöriger Streuung berechnet.
5. Aus den Ergebnissen kann eine Licht-Drehtendenz-Kennlinie abgeleitet werden, die stark von der Sinusform abweicht.
6. Die Form der Drehtendenz-Kennlinie äußert sich auch beim Zweilichterversuch, wird aber durch die angewandte Methode der Arenaversuche stark verdeckt.
7. Eine neue Hypothese der optischen Orientierung wurde entwickelt, die die Versuchsergebnisse erklärt und scheinbare Widersprüche mit bekannten Ergebnissen beseitigt.
8. Die von der neuen Hypothese geforderte Abhängigkeit der Drehtendenz-Kennlinie von der Dressursituation wird nachgewiesen.

Literatur

- BATSCHULET, E.: Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms. American Institute of Biological Sciences (AIBS Monograph) 1-57, Washington 1965.
- BRAEMER, W.: Verhaltensphysiologische Untersuchungen am optischen Apparat bei Fischen. Z.vergl.Physiol. 39, 374-398 (1957)
- BUDDENBROCK, W. v.: Die Orientierung der Krebse im Raum. Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. Physiol. 34, 479 (1914)
- EDRICH, W.: Die Licht- und Schwerkraftorientierung der Honigbiene. Dissertation an der Universität München (1971)
- : Der Einfluß von Licht auf die Tanzrichtung der Biene. Verh. Dtsch.Zool.Ges. 65, 266-270, Gustav Fischer-Verlag Stuttgart, 1972.
- FRAENKEL, G.S. and D.L. GUNN: The Orientation of Animals. Dover Publications, New York 1961.
- HOLST, E.v.: Über den Lichtrückreflex bei Fischen. Publ. Staz. zool. Napoli 25, 143-158 (1935)
- u. Mitarbeiter: Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen. Z.vergl.Physiol. 32, 60-120 (1950)
- u. H. MITTELSTAEDT: Das Reafferenzprinzip (Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie). Naturwiss. 20, 464-475 (1950)
- JANDER, R.: Die optische Richtungsorientierung der roten Waldameise (Formica rufa L.). Z.vergl.Physiol. 40, 162-238 (1957)
- : Grundleistungen der Licht- und Schwereorientierung von Insekten. Z.vergl.Physiol. 47, 381-430 (1963)

KRAMER, E.: in Vorbereitung.

KOHN, A.: Versuch über die reflektorische Erhaltung des Gleichgewichtes bei Krebsen. Verh.Dtsch.Zool.Ges. Berlin 24, 262 (1914)

- : Phototropismus und Phototaxis der Tiere. Handbuch der norm. u. path. Phys. Bd. 12, 1929.

MITTELSTAEDT, H.: Kybernetik der Schwereorientierung. Verh.Dtsch.Zool.Ges. 65, Gustav Fischer-Verlag Stuttgart, 1972.

- : Probleme der Kursregelung bei frei beweglichen Tieren. Aufnahme und Verarbeitung von Nachrichten durch Organismen. Hirzel-Verlag, Stuttgart, 1961.

POGGIO, T. and W. REICHARDT: A Theory of the Pattern Induced Flight Orientation of the Fly *Musca domestica*. Kybernetik 12, 185-203 (1972).

REICHARDT, W.: The Insect Eye as a model for analysis of the uptake, transduction, and processing of optical data in the nervous system. In: The Neurosciences, Second Study Program, Ed. F.O. Schmitt. The Rockefeller University Press, New York 1970.

- : Musterinduzierte Flugorientierung. Naturwiss. 60, 122 (1973)

SCHÖNE, H.: Optisch gesteuerte Lageänderungen. Z.vergl. Physiol. 45, 590 (1962)

Lebenslauf

Am 5. Januar 1942 wurde ich als viertes Kind des Ingenieurs Dr. Ernst Scharstein und seiner Ehefrau Pauline, geb. Kraus, in Nürnberg geboren. Dort besuchte ich die Volksschule und auch die Oberrealschule, die ich 1960 mit dem Abitur abschloß. Anschließend studierte ich Physik an der Technischen Hochschule München; im Herbst 1966 beendete ich dieses Studium mit der Diplomprüfung.

In den Jahren 1967 bis einschließlich 1969 war ich in der optischen Industrie mit der Entwicklung und Anwendung optischer Meßsysteme beschäftigt. Zum Beginn des Jahres 1970 bewarb ich mich mit Erfolg um ein Stipendium der Stiftung Volkswagenwerk. Damit wurde es mir ermöglicht, mich während der Jahre 1970, 1971 am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen, in der Abteilung Mittelstaedt in biologische Fragestellungen und Methoden einzuarbeiten und dabei die Grundlage zu meiner vorgelegten Dissertation zu schaffen.

Nach Beendigung des Stipendiums unterbrach ich meine Arbeit und nahm eine Stelle als wissenschaftlicher Assistent bei Dr. Bischof an, um im Rahmen des Sonderforschungsbereichs 50 Kybernetik am hiesigen Max-Planck-Institut an einem Projekt zur menschlichen Raumwahrnehmung mitzuarbeiten. Mitte 1974 beendete ich diese Tätigkeit und bin seither mit der Fertigstellung der Doktorarbeit und einem ergänzenden Biologie-Studium beschäftigt.

